SPIXIANA	12	2	193–208	München, 31. Oktober 1989	ISSN 0341–8391

Les Psychodinae dendrolimnophiles et dendrolimnobiontes paléarctiques et néarctiques

(Insecta, Diptera, Nematocera, Psychodidae)

Par **F. Vaillant**

Vaillant, F. (1989): Les Psychodinae dendrolimnophiles et dendrolimnobiontes paléarctiques et néarctiques. — Spixiana **12/2:** 193–208

In temperate regions, tree holes which retain water permanently or at least during several months have an aquatic fauna comprising representatives of specialized species considered as dendrolimnobiontic and representatives of dendrolimnophilous species; the latter can use habitats of one or several other kinds. When they live in hollow trees, they can withstand the high content of the water in potassium and in humic acids. In the present paper, only Diptera of the subfamily Psychodinae among the Psychodidae will be considered.

It appears that, in the temperate parts of the Northern Hemisphere, dendrolimnobiontic species of Psychodinae belong only to two tribes of the subfamily Psychodinae, with only four genera altogether, *Threticus* Eaton, *Telmatoscopus* Eaton, *Clogmia* Enderlein and *Setomima* Enderlein. The last stage larvae of the different species of the last three genera all have a common character: Their hypostomium has only one medial and two lateral projections, while it is different for other genera of Psychodinae, except *Peripsychoda* Enderlein.

Telmatoscopus is type of the tribe Telmatoscopini and *T. advenus* (Eaton) is type of the genus *Telmatoscopus;* the female imago and the larvae of the last species were yet unknown and are described here. Besides the male genitalia of *T. advenus* are figured in more details than they were previously; an important and special feature appears concerning the relations between the aedeagus and the other parts of the genitalia. *Telmatoscopus* is closer to *Panimerus* Eaton than to any other genus of Psychodinae, if we consider both the imagines and the larvae, but the limit between the two genera, based on many morphological and ecological characters, appears clearly.

The origin of the dendrolimnobiontic species of Psychodinae is discussed, by using both characters of the imagines and characters of the larvae. All dendrolimnobiontic species seem to come from a same phyletic line, which originated from a primitive genus of Pericomini close to *Ulomyia* and to *Satchelliella,* genera which, at present, comprise many crenophilous species in the palearctic region. This phyletic line would have branched, one of the extreme branches having ended into the *Telmatoscopus,* another one into the *Brunettia;* another branch would have given altogether the *Clogmia* and the *Threticus;* but many species of the last genus have remained crenophilous.

François Vaillant, Université Joseph Fourier (Grenoble I) Boîte Postale No 53×, F-38041 Grenoble Cedex, France

Introduction

La faune dendrolimnique est l'ensemble des animaux qui se développent dans les cavités d'arbres orientées vers le haut et qui retiennent de l'eau, fournie à l'occasion de pluies ou d'orages. Un biotope dendrolimnique peut être permanent ou temporaire, suivant les caractères du climat et la nature de l'arbre qui l'abrite. En Europe, les hêtres, les chênes, les tilleuls, les marronniers d'Inde, les mûriers, qui peuvent atteindre une grande taille et dont le bois et la moëlle sont suffisamment compacts, sont les arbres qui se prêtent le plus fréquemment à la formation de biotopes dendrotelmes ou dendrolimniques; ces derniers peuvent être clos, sauf en dessus, ou bien s'ouvrir latéralement par une ou plusieurs ouvertures et produire alors sur le tronc des écoulements d'un liquide visqueux et brunâtre, lui-même peuplé d'animaux. Keilin (1927, 1932) a bien décrit l'habitat dendrolimnique, dont l'eau se caractérise par une forte teneur en potassium et en acides humiques; le pH de l'eau d'un biotope déterminé demeure assez constant au cours des saisons et des années, bien que la quantité de liquide dans la cavité varie continuellement; ce pH n'est pas du tout le même suivant l'espèce à laquelle appartient l'arbre et peut se situer entre des limites très éloignées (4,4 pour un hêtre et 9,1 pour un marronnier d'Inde, Keilin 1932). Le fond et les parois de la cavité sont tapissées par une matière noirâtre et pulvérulente, produite par désagrégation du bois. Un biotope dendrolimnique peut héberger des Métazoaires aquatiques de groupes très divers: Rotifères, Oligochètes, Nématodes, Insectes Diptères Limoniidae, Ptychopteridae, Culicidae, Ceratopogonidae, Psychodidae, Rhyphidae, Stratiomyidae, Syrphidae, Ephydridae, Dolichopodidae, Muscidae, Coléoptères Helodidae. Bien plus de cent espèces ont été signalées de l'habitat dendrolimnique pour les régions tempérées de l'hémisphère boréal, mais une collection d'eau dans un arbre creux, même si elle est de grande taille, renferme rarement plus d'une douzaine d'espèces de Métazoaires macroscopiques au total.

Dans les régions tropicales, certaines plantes (Musacées, Broméliacées) retiennent, à l'aisselle de leurs feuilles, des collections d'eau temporaires, qui constituent des biotopes phytotelmes ou phytolimniques et se peuplent d'animaux, surtout d'insectes; certaines espèces, dans ces régions, sont communes aux biocénoses phytotelmes et aux biocénoses dendrotelmes. En Europe, Keilin, en 1927, signale pour la première fois une larve de Psychodidae dans une cavité d'arbre et l'attribue, sans grande conviction, au genre *Pericoma.* En 1938 Mayer trouve plusieurs larves de *Satchelliella canescens* (Meigen) parmi les représentants d'une biocénose dendrolimnique, mais l'identification spécifique, et même générique, de ces insectes est certainement inexacte. En 1956, Jung décrit la larve de *Clogmia rothschildi* (Eaton), qu'il considère à juste titre comme dendrolimnobionte, et, en 1960, Mirouse et moi décrivons celle de *Clogmia tristis* (Meigen), qui elle aussi est liée de façon stricte à l'habitat dendrolimnique.

Aux Etats-Unis, Quate signale en 1955 deux espèces de Psychodidae des collections d'eau d'arbres creux; ce sont *Setomima nitida* (Banks) et *Threticus jonesi* (Quate); de plus il décrit, mais d'une manière extrêmement sommaire, les larves respectives de ces deux espèces; plus tard (1971–1983), je fais une étude plus précise de celle de *Setomima nitida.* Toujours aux Etats-Unis, je découvre, dans un chêne, des larves de *Telmatoscopus dendrophilus* Vaillant, que je décris en 1983, ainsi que les imagos des deux sexes obtenus par élevage.

Telmatoscopus Eaton, *Clogmia* Enderlein et *Threticus* Eaton font partie de la même tribu des Telmatoscopini, alors que *Setomima* Enderlein appartient à une tribu distincte, celle des Setomimini.

Telmatoscopus advenus (Eaton) était connu seulement d'Angleterre et uniquement sous forme d'imago mâle; cette espèce est assez proche de *T. dendrophilus* et on pouvait s'attendre à ce qu'elle soit, comme cette dernière, dendrolimnobionte. Ayant obtenu récemment des larves de *T. advenus* et, par l'élevage de certaines de celles-ci, des imagos des deux sexes, il m'a paru utile d'apporter des renseignements complémentaires concernant cette espèce. *T. advenus* est le type du genre *Telmatoscopus* et les relations de ce dernier avec les genres voisins méritent d'être précisées. De plus, les caractères de la larve au dernier stade (stade IV) doivent être examinés en détail.

Dans la première partie de la présente note, je redécrirai l'imago mâle de *T. advenus,* en insistant sur les caractères des genitalia, puis donnerai une description de l'imago femelle, ainsi que de la larve IV, enfin des indications sur les exigences écologiques de cette dernière.

Dans la deuxième partie, j'essayerai de situer *Telmatoscopus* parmi les autres genres de la tribu des Telmatoscopini, en faisant intervenir aussi bien les caractères des larves que ceux des imagos.

Tous les Psychodinae des régions tempérées de l'hémisphère boréal vivant dans les cavités d'arbres creux sont considérés dans la troisième partie; leur degré de fidèlité à l'habitat dendrolimnique est précisé.

Avant de commencer, je désirerais attirer l'attention sur l'importance des caractères de la capsule céphalique pour la larve IV; ceux-ci peuvent apporter des informations précieuses sur les relations phylogénétiques de l'espèce avec d'autres de la même sous-famille. L'examen de la tête d'une larve, éclaircie par un passage dans une solution de potasse, puis dans de l'acide acétique, donne des indications incomplètes et souvent inexactes concernant le nombre et les positions respectives des soies, dont les anneaux basilaires sont difficiles à distinguer des tubercules qui les entourent et qui ont la même taille qu'eux; la capsule céphalique est en effet trop opaque. Pour avoir des indications complètes et précises, il est nécessaire de fendre, longitudinalement et de préférence sur le côté, une capsule céphalique nettoyée, puis de l'ouvrir et de l'étendre sur une lame dans du baume du Canada; on appuie ensuite la lamelle contre l'objet, de façon à étaler le plus possible la capsule, qui se présente alors comme sur la figure 10; l'hypostome apparaît dans tous ses détails et on peut profiter de l'occasion pour isoler mandibules et maxilles.

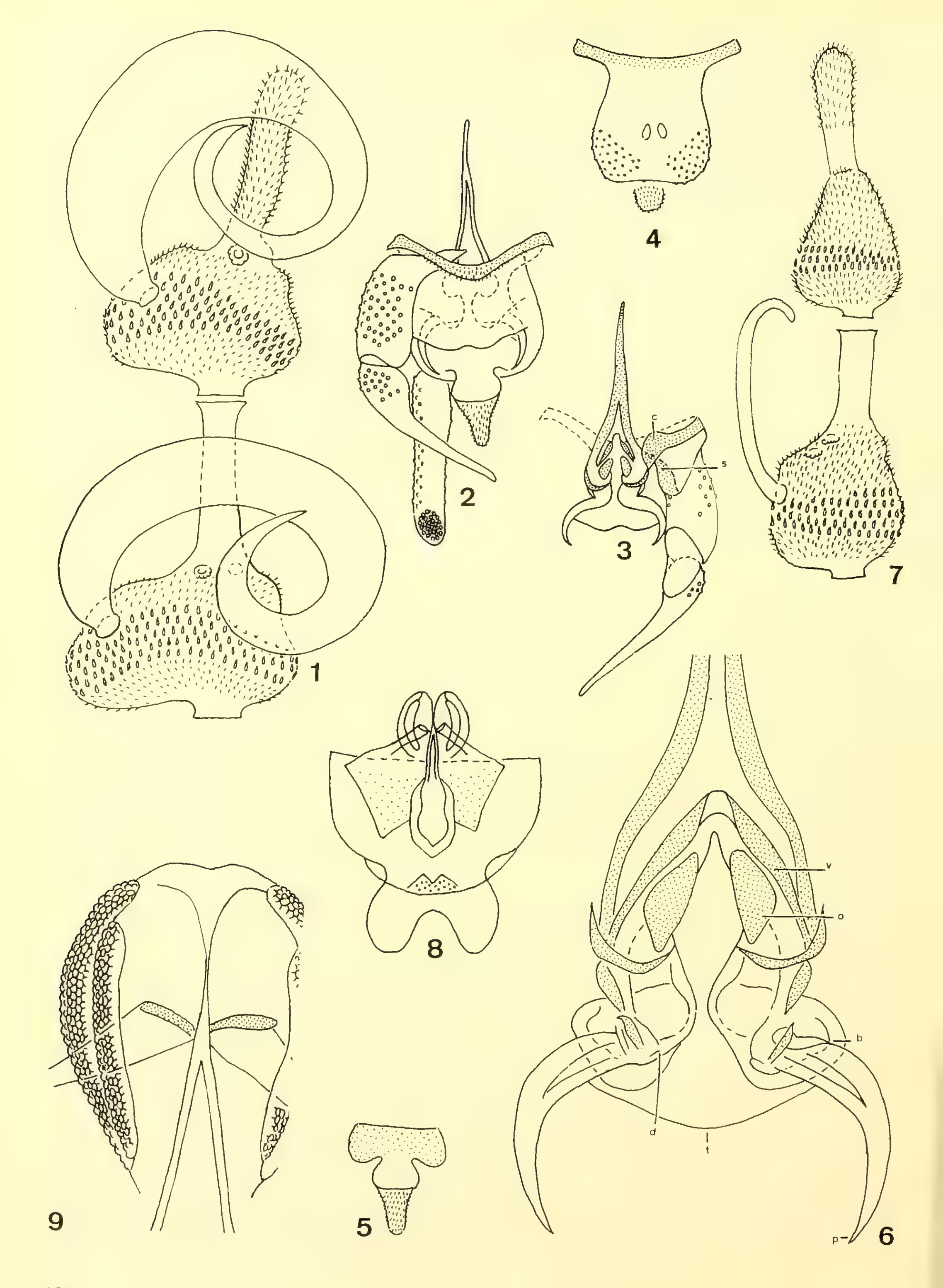
Pourquoi les soies céphaliques larvaires ont-elles tant d'importance en taxonomie? Tous les Psychodidae actuels de la sous-famille des Psychodinae proviennent, dans un lointain passé, sans doute d'une seule et même espèce, depuis longtemps disparue; celle-ci, à l'état de larve IV comme à l'état d'imago mâle, réunissait des caractères dont quelques-uns ont peut-être été conservés, d'une façon dispersée, chez quelques espèces actuelles; la larve IV de cet »ancêtre commun« devait avoir un nombre élevé de soies principales sur la capsule céphalique; l'évolution a pu maintenir ce nombre dans certaines lignées, dont les espèces actuelles ont, de ce fait, un indiscutable caractère plésiomorphe; elle n'a pu que diminuer ce nombre dans les autres lignées issues de cet »ancêtre«; il paraît en effet difficile d'admettre que de nouvelles soies principales, avec leur anneau basilaire, aient pu se former au cours de l'évolution, spontanément ou par duplication d'une soie préexistante. Il est évidemment impossible de connaître le nombre originel de soies principales de la capsule céphalique chez les Psychodinae, mais il n'en reste pas moins que leur nombre, chez chacune des espèces actuelles, a une importance, ainsi que leurs positions respectives, et permettent de repérer des affinités ou des discordances entre taxa.

Imago mâle, imago femelle et larve IV de Telmatoscopus advenus (Eaton 1893)

Imago mâle

Il a été décrit sommairement par Eaton en 1896, par Freeman en 1950, par Duckhouse en 1962 et enfin par moi-même (1971–1983). Tous les exemplaires décrits ont été capturés en Angleterre. Jusqu'ici on ne connaissait ni l'imago femelle, ni les stades immatures, ni l'habitat larvaire.

Fin juin 1988, un grand peuplier blanc parfaitement vivant fut abattu sur le campus universitaire de Saint-Martin d'Hères près de Grenoble (Isère). Il fut scié à sa base, le plan de coupe étant horizontal et à 20 cm environ du sol. Il apparut que la partie axiale de la souche était évidée, la cavité s'étendant bien en dessous de la surface du sol; le fond de la dépression était occupée par des fragments de bois décomposé et par une matière pulvérulente brun foncé formée par la dégradation d'éléments fins de bois, l'ensemble étant détrempé. Il semble que le tronc du peuplier, avant qu'il ne fut abattu, ait présenté des fissures permettant la pénétration d'insectes dans la partie médullaire de l'arbre; en effet la matière pulvérulente et détrempée renfermait de nombreux insectes et en particulier des larves de *T. advenus* aux stades III et IV. Je réussis à en élever plusieurs et à obtenir des imagos des deux sexes. Je redécrirai l'imago mâle, en le comparant aux spécimens d'Angleterre et en apportant des précisions concernant son armature génitale; je décrirai ensuite l'imago femelle et enfin la larve IV, en la comparant à celle de *T. dendrophilus.*


1
2
3
4
5
6
7
8
9
c
s
v
o
b
d
t
p

Description

Espace interoculaire d' 1 diamètre de facette. Rapports de longueur des articles antennaires: 56. 36. 56. 61. 60. 61. 60. 55. 55. 54. 54. 53. 53. 53. 51. 54; scape et pédicelle presque à symétrie axiale; les articles du style ont chacun une forte saillie ventro-interne du bulbe (Fig. 1) et celle-ci porte toujours deux ascoïdes assez rapprochés l'un de l'autre et en forme de corne de bélier. Rapports de longueur des articles du palpe: 44. 84. 86. 145. Rapport alaire: 2,76; angle médial: 197°. Genitalia: Bande sternale IX épaisse et ciliée dans sa partie médiane (Fig. 2); plaque poststernale membraneuse, translucide et très légèrement bilobée en arrière; tergite abdominal IX plus long que large (Fig. 4). La valvule subgénitale fait corps avec les apodèmes des cercopodes (Fig. 5), ce qui représente un caractère très particulier. Chaque gonocoxite a un long prolongement dorso-interne acuminé (Fig. 2); chaque gonostyle est épais à sa base, puis rétréci sur plus des 2/3 de sa longueur. Chaque cercopode a 28 à 30 longs rétinacles plumeux à leur apex et rassemblés sur le 1/6 distal du cercopode. Aedeagus très remarquable: Phallapodème déprimé látéralement et fourchu à son extrémité postérieure; sur chacune de ses deux branches s'attache l'extrémité d'un sternapodème (s, Fig. 3); entre elles sont plusieurs sclérites, dont l'un est en V (v, Fig. 6) et deux autres sont ovalaires (o); chaque paramère (p) s'attache sur une plaque basale (b), dont une partie représente peut-être un ductor (d); en dessous des plaques basales est une plaque membraneuse translucide (t); une bande chitineuse (c, Fig. 3) réunit de chaque côté un sclérite de l'aedeagus et la bande sternale IX.

Comparons maintenant les *T. advenus* de France à ceux d'Angleterre pour le sexe mâle: Les articles antennaires 3 à 16 ont une saillie ventrointerne plus développée et des ascoïdes plus longs chez les premiers que chez les seconds. Le rapport alaire ainsi que l'angle médial ne sont pas du tout les mêmes, puisqu'ils sont respectivement de 2,95 et de 170° chez un exemplaire du Devon. Les gonostyles sont plus longs et plus effilés chez les spécimens de Saint-Martin d'Hères que chez ceux d'Angleterre. Pareilles différences n'ont pas lieu de surprendre et ne justifieraient évidemment pas la séparation de *T. advenus* en deux espèces.

Imago femelle

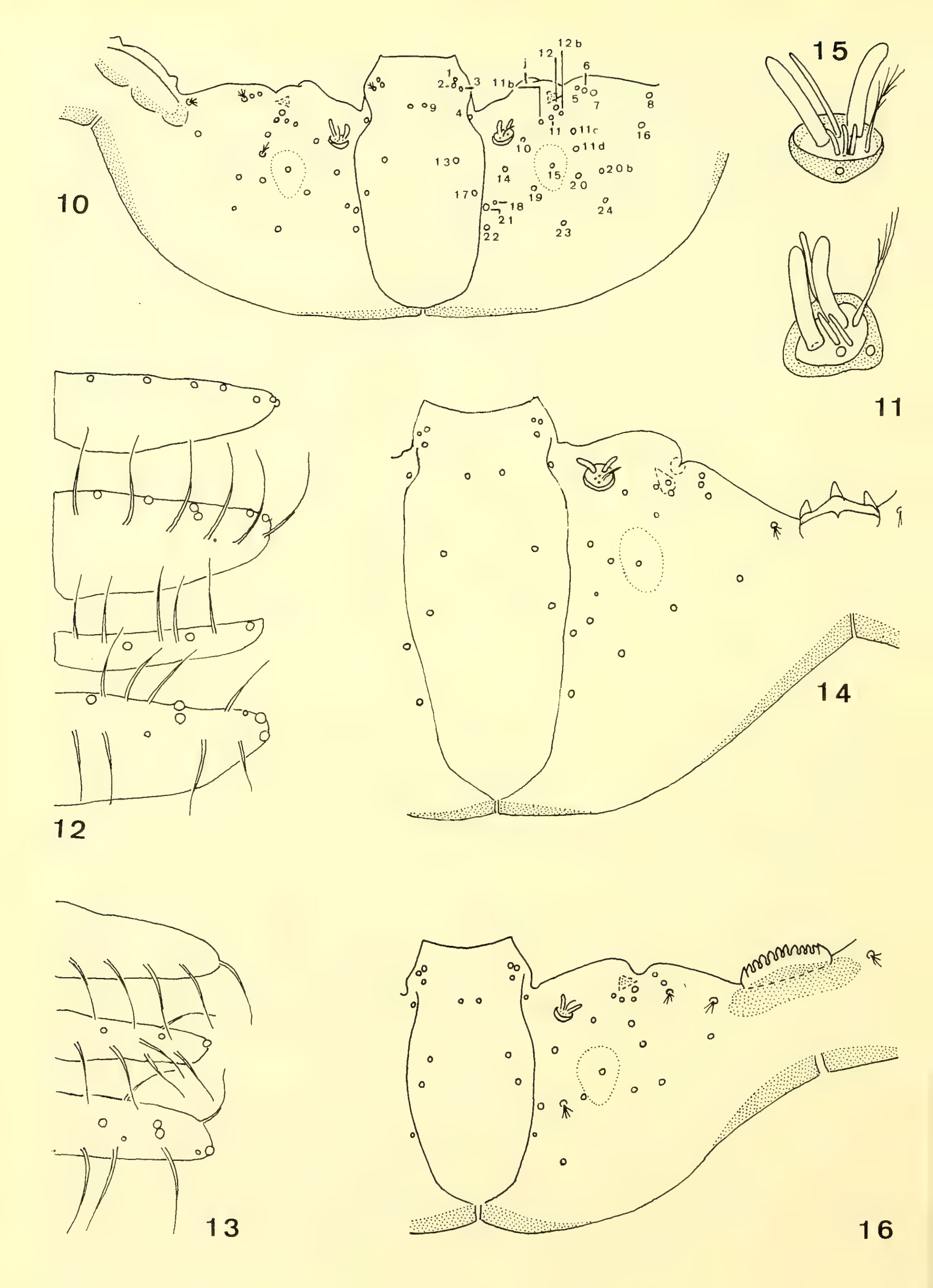
Espace interoculaire d' 1,5 diamètres de facette. Rapports de longueur des articles antennaires: 52. 36. 50. 54. 51. 51. 56. 50. 47. 47. 45. 45. 47. 44. 37. 42; articles 3 à 16 avec une saillie ventro-interne peu accusée (Fig. 7); articles 3 et 16 sans ascoïdes; articles 4 à 15 avec chacun une paire d'ascoïdes simples et digitiformes (Fig. 7). Rapports de longueur des articles du palpe: 40. 98. 92. 136. Rapport alaire: 2,75; angle médial de 157° et par conséquent très différent de celui du mâle. Cerques 1,6 à 1,7 fois plus longs que la plaque subgénitale; cette dernière a deux lobes postérieurs très marqués (Fig. 8). Parois ventro-latérales de la nacelle génitale d'aspect alvéolaire (Figs. 9 et 27).

Larve IV

La capsule céphalique est parfaitement lisse et dépourvue de tubercules, de sorte que les anneaux basilaires des soies apparaissent nettement; il y a 29 paires de soies au total sur la capsule, en ne tenant pas compte de celles situées sur le clypeus; sur le côté droit de la figure 10, ces soies portent des numéros conventionnels et correspondant à ceux que j'ai indiqués pour d'autres espèces (Vaillant 1971–1983); les lobes jugaux (j) de la capsule sont très peu marqués; il y a, au voisinage de chaque soie

---

Figs 1.–9. *Telmatoscopus advenus* (Eaton) 1.–6. imago ♂; 1. deux derniers articles d'une antenne, profil (Seuls les ascoïdes au premier plan ont été figurés); 2. genitalia, face dorsale; 3. aedeagus et gonopode gauche, face ventrale; 4. tergite abdominal IX et valvule anale, face ventrale; 5. valvule subgénitale et apodèmes des cercopodes, face dorsale; 6. partie postérieure de l'aedeagus grossie, face dorsale; 7.–9. imago ♀; 7. deux derniers articles d'une antenne, profil (Seuls les ascoïdes au premier plan ont été figurés); 8. plaque subgénitale et nacelle génitale, face dorsale; 9. partie antérieure de la nacelle génitale grossie, face dorsale; b. plaque basale; c. bande chitineuse; d. ductor; o. sclérite ovalaire; p. paramère; s. sternapodème; t. membrane translucide; v. sclérite en V.


10
1
2
3
4
5
6
7
8
9
11
11b
11c
11d
12
12b
13
14
15
16
17
18
19
20
20b
21
22
23
24
j
11
12
13
14
15
16

12, un sclérite triangulaire qui apparaît par transparence et qui est un apodème; sur le côté gauche de la figure 10, les soies ramifiées sont seules représentées ainsi que leur anneau; uniquement les anneaux basilaires des soies simples sont figurés; l'anneau 12 ne semble pas porter de soie et n'est peut-être qu'une simple saillie. L'antenne (Fig. 11) a, en plus de ses 4 éléments principaux, 1 sensille en papille et 2 sensilles digitiformes dans l'enceinte de l'anneau chitineux. La mandibule (Figs. 17 et 18) est très particulière, du fait que sa soie bipectinée est bien différente de celle des larves d'autres espèces de Psychodinae; elle est ramifiée à sa base et ses branches sont monopectinées; d'autre part il y a une soie externe (e, Fig. 8) supplémentaire ramifiée sur le bord distal du segment proximal; la soie dorsale est simple et épaisse; la protheca est formée de 5 éléments. L'hypostome est remarquable (Fig. 20); la saillie médiane est arrondie, alors que les deux saillies latérales sont couvertes de denticules. Entre chaque soie 8 de la capsule céphalique et l'hypostome se trouve une minuscule formation circulaire (Fig. 20), qui représente peut-être l'anneau d'une soie. Stigmates antérieurs fortement saillants. Les tergites thoraciques et abdominaux sont tous parfaitement lisses, sans aucun tubercule; ils ont tous un nombre complet de soies principales; seules les soies 11 et 14 sur les segments thoraciques II et III et les soies 8 et 11 sur les segments abdominaux sont des sétules. Sur le thorax (Fig. 12), le mésotergite I n'a pas de soies accessoires, les mésotergites II et III en ont 5 ou 6 paires, le métatergite thoracique I 6 ou 7 paires et les métatergites II et III 7 à 9 paires. Sur tous les segments abdominaux I à VII, les soies 5 et 6 d'un même côté sont ensemble sur une grande plaque (Figs. 21 et 22); sur les segments abdominaux I à VI (Fig. 21), les soies 16 ne sont pas portées par une plaque et les soies 17 et 18 d'un même côté sont réunies sur une très petite plaque; sur le segment abdominal VII, les soies 16, 17 et 18 des deux côtés du corps sont presque toujours réunies sur une même grande plaque allongée transversalement (Fig. 22); toutefois, sur ce même segment, la soie 16 d'un côté est en dehors de la plaque chez quelques spécimens (Fig. 23). Le segment siphonal est remarquable du fait de la très grande taille de la plaque préanale et des plaques adanales (Fig. 29) et de l'absence d'une paire de soies principales, vraisemblablement les soies 3, sur la plaque siphonale; cette dernière est lisse et présente de chaque côté une échancrure antérieure (e); la plaque siphonale, comme pour *Phyllotelmatoscopus acutus* (Krek), est réunie aux plaques latéro anales; les deux paires de soies latéroanales (l) sont de grande taille (Figs. 29 et 30); sur la plaque siphonale, il y a 9 à 12 paires de soies accessoires latérales, généralement 3 paires de soies accessoires dorsales et deux groupes longitudinaux dorsaux de sétules (Fig. 28). La plaque préanale, à bords latéraux rectilignes et divergents vers l'arrière, a deux petits groupes latéraux de spinules et une frange postérieure de très longues soies accessoires, en plus des 4 soies principales marginales. Les tiges flabellaires, ainsi que leurs soies, sont courtes.

Larve III

Sur chacun des segments abdominaux I à VII, les soies 5 et 6 d'un même côté sont, comme pour la larve IV, sur une même grande plaque, mais les soies 16, 17 et 18 ne sont pas sur une plaque. Les soies latéroanales sont en dehors de la plaque siphonale, laquelle n'a que 5 paires de soies principales.

Comparaison de la larve IV de *T. advenus* avec celle de *T. dendrophilus*

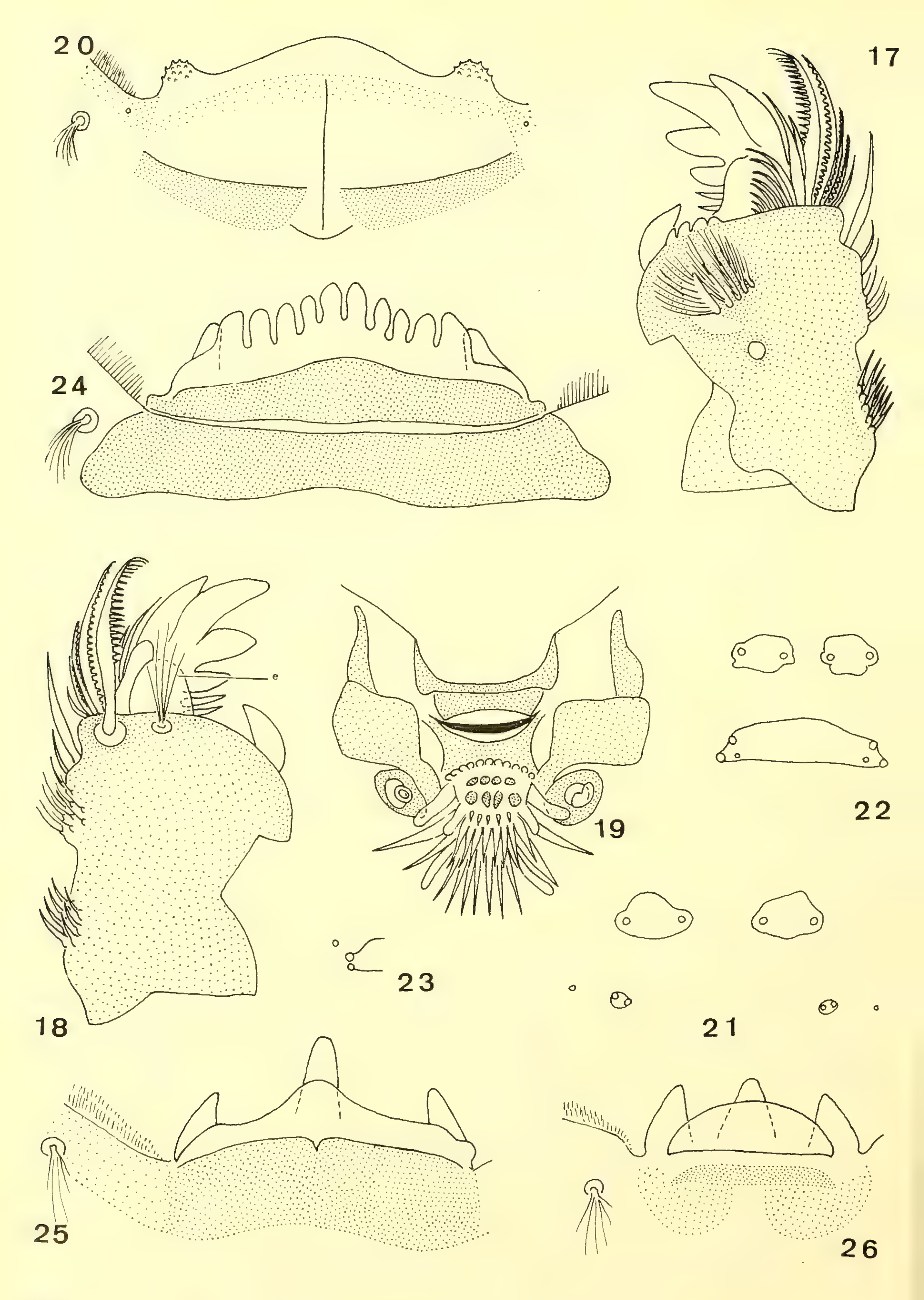
La connaissance de la larve III de *T. advenus* permet de rectifier la description de la larve IV de *T. dendrophilus* que j'ai donnée en 1983. Il y a bien, en fait, 2 paires de soies latéroanales chez cette dernière, la plaque siphonale s'étant annexée les deux plaques latéroanales, comme pour *T. advenus;* et, comme pour cette dernière, la plaque siphonale est dépourvue de soies 3.

Figs 10.—13. *Telmatoscopus advenus* (Eaton), larve IV; 10. capsule céphalique étalée; 11. antenne gauche; 12. plaques tergales sur le côté droit des segments thoraciques I et II, face dorsale; 13. plaques tergales sur le côté droit du segment abdominal IV, face dorsale.

Fig. 14. *Clogmia albipunctata* (Williston), larve IV, capsule céphalique étalée.

Fig. 15. *Clogmia tristis* (Meigen), larve IV, antenne gauche.

Fig. 16. *Panimerus notabilis* (Eaton), larve IV, capsule céphalique étalée; j. lobe jugal.


20
17
24
e
19
22
23
18
21
25
26

Les larves IV des deux espèces voisines *T. advenus* et *T. dendrophilus* diffèrent par de nombreux caractères, dont je citerai les principaux: Chez l'espèce néarctique, les saillies latérales de l'hypostome n'ont pas de denticules; les métatergites thoraciques ne sont pas parfaitement lisses, mais ont des tubercules très peu saillants; les soies accessoires des tergites du tronc et de la plaque siphonale sont courtes et très grêles, alors que, pour l'espèce paléarctique, elles sont aussi développées que chez la plûpart des espèces de *Panimerus;* la plaque ventrale transversale du segment abdominal VII porte, chez *T. dendrophilus*, seulement les soies 17 et 18; il n'y a pas d'échancrures antérieures de la plaque siphonale; la plaque préanale a ses bords latéraux incurvés; enfin le siphon est bien marqué, alors qu'il l'est assez peu pour *T. advenus.*

Redéfinition du genre *Telmatoscopus* Eaton pour la larve IV

La connaissance de la larve IV de *T. advenus* m'amène à modifier en partie la définition que j'ai donnée en 1982b (P. 296); elle deviendra la suivante:

Larve au dernier stade: Capsule céphalique lisse, pas plus longue que large. Hypostome à 3 saillies arrondies, l'une médiane, les deux autres latérales. Stigmates antérieurs fortement saillants. Plaques tergales du tronc lisses ou avec quelques tubercules peu marqués; elles ont un nombre complet de soies principales. Sur la face ventrale du segment abdominal VII, une large plaque continue, sur laquelle sont implantées les soies 17 et 18 et parfois aussi les soies 16; sur chaque segment abdominal I à VII, les soies 5 et 6 d'un même côté sont sur une même grande plaque. Plaque préanale de grande taille. Plaque siphonale dépourvue de soies 3 et réunie aux deux plaques latéroanales.

Relations taxonomiques entre Telmatoscopus Eaton et les autres Psychodinae

Si l'on considère uniquement les imagos mâles, *Telmatoscopus* et *Panimerus* diffèrent par quelques caractères seulement, dont voici les principaux:

Pour le premier genre: Espace interoculaire au plus égal à 1,5 diamètrès de facette. Ascoïdes généralement aplatis. Nervure r_5 se terminant à l'apex de l'aile. Phallapodème toujours déprimé latéralement. Sternapodèmes étroits, surtout du côté interne, et ne se réunissant pas.

Pour le second genre: Espace interoculaire au moins égal à 2 diamètres de facette. Ascoïdes généralement digitiformes. Apex de l'aile presque toujours entre l'extrémité de r_4 et celle de r_5. Sternapodèmes larges et se réunissant parfois pour former un sternapodème transverse.

Par contre la distinction entre les deux genres apparaît nettement, si l'on considère les larves IV.

Pour *Telmatoscopus:* Capsule céphalique, plaques tergales du tronc et plaque siphonale lisses ou presque telles. Soie bipectinée de la mandibule ramifiée à sa base; une soie distale externe. Hypostome avec seulement 3 saillies. Une plaque ventrale transversale sur le segment abdominalVII. Plaque siphonale dépourvue de soies 3 et réunie aux plaques latéroanales. Plaque préanale remarquablement grande.

Pour *Panimerus:* Capsule céphalique, plaques tergales du tronc et plaque siphonale avec de nombreux et gros tubercules. Soie bipectinée de la mandibule avec 2 rangées de soies; pas de soie distale externe. Hypostome avec au moins 12 dents situées dans un seul plan ou dans deux plans différents

---

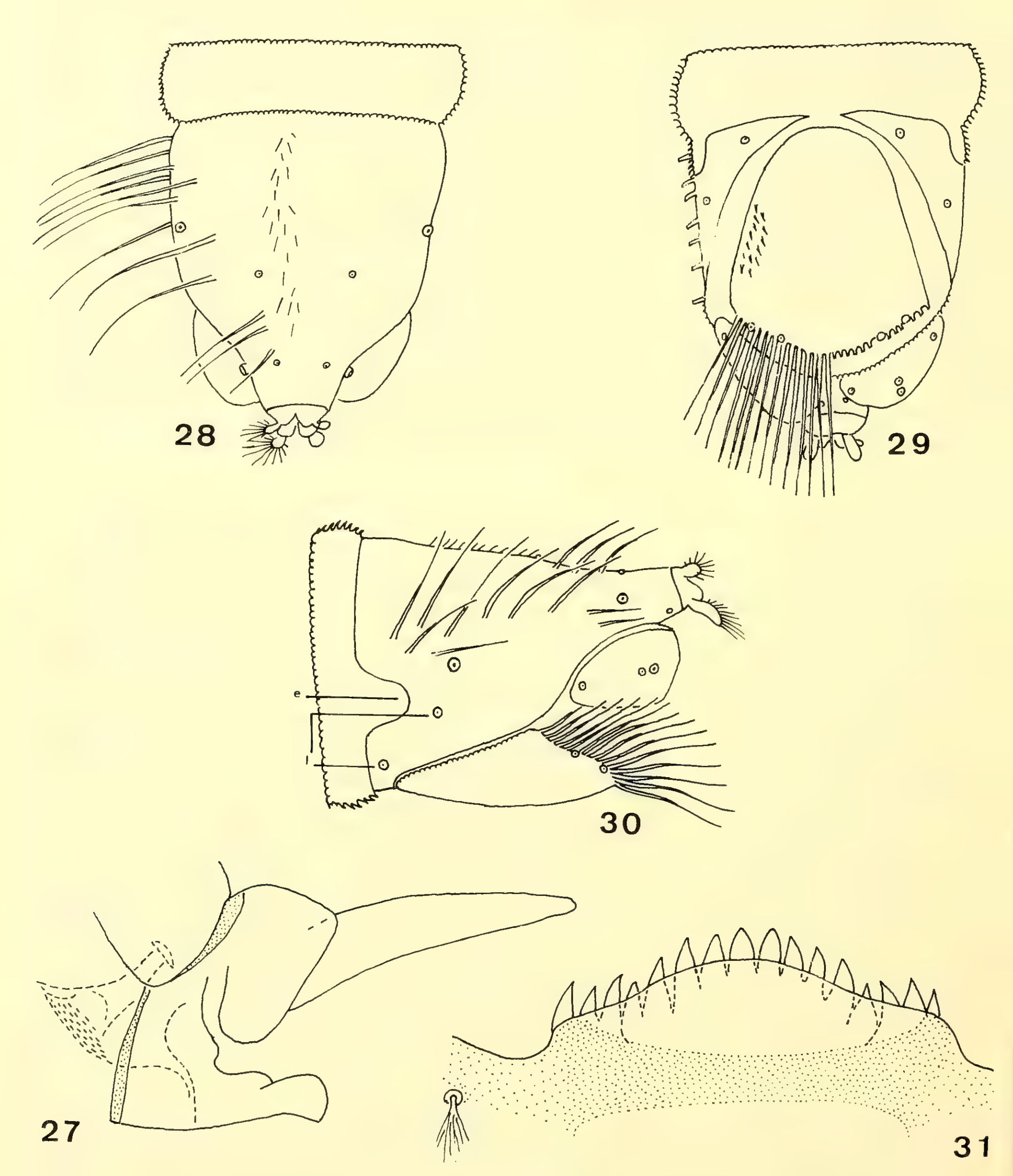
Figs 17.–23. *Telmatoscopus advenus* (Eaton), larve IV; 17. mandibule droite, face interne; 18. mandibule droite, face externe; 19. labium et hypopharynx avec leurs apodèmes; 20. hypostome et soie 8 droite de la capsule céphalique; 21. soies ventrales du segment abdominal IV; 22. soies ventrales du segment abdominalVII; 23. extrémité droite de la plaque transversale ventrale sur le segment abdominal VII, chez un autre spécimen.

Fig. 24. *Panimerus notabilis* (Eaton), larve IV, hypostome.

Fig. 25. *Clogmia albipunctata* (Williston), larve IV, hypostome.

Fig. 26. *Clogmia tristis* (Meigen), larve IV, hypostome; e. soie externe ramifiée de la mandibule.

(Fig. 24). Pas de plaque ventrale transversale sur le segment abdominal VII. Plaque siphonale pourvue de soies 3 et non réunie aux plaques latéroanales. Plaque préanale de taille moyenne, comme pour les Pericomini.



Figs 27.–30. *Telmatoscopus advenus* (Eaton); 27. imago ♀, partie postérieure de l'abdomen, profil; 28.–30. larve IV; 28. segment siphonal, face dorsale, les soies accessoires étant représentées uniquement sur la côté gauche de la figure; 29. segment siphonal, face ventrale, les soies accessoires étant représentées uniquement sur le côté gauche de la figure; 30. segment siphonal, profil; e. échancrure latérale gauche de la plaque siphonale; l. soie latéroanale.
Fig. 31. *Satchelliella trivialis* (Eaton), larve IV, hypostome.

Ces caractères larvaires, tous d'importance, justifient pleinement la séparation entre les deux genres. D'autre part les *Telmatoscopus* semblent tous, au cours de leurs stades immatures, être liés à l'habitat dendrolimnique, alors que les *Panimerus* sont eurytopes et vivent en eau courante.

Telmatoscopus et *Panimerus* n'en sont pas moins très voisins et forment un groupe de genres; ils partagent de nombreux caractères, même à l'état de larve IV. Comparons le nombre et la distribution des soies céphaliques chez le type du genre *Telmatoscopus, T. advenus* (Fig. 10) et chez le type du genre *Panimerus, P. notabilis* (Eaton) (Fig. 16) sous forme de larve IV. Il apparaît que, chez la larve de *T. advenus,* il y a une paire d'éléments, les soies 24, qui ne sont pas représentés chez la larve de *P. notabilis;* ceci mis à part, la distribution des soies est à peu près la même; c'est ainsi que les soies 21, 18, 19, 20 et 20b sont alignées chez les deux espèces. *Telmatoscopus* et *Panimerus* ont sans doute une origine commune assez proche, mais les deux lignées ont adopté un habitat totalement différent au cours de leurs stades immatures.

La répartition des soies est assez différente sur une capsule céphalique de *Clogmia albipunctata* (Williston) à l'état de larve IV (Fig. 14); cette dernière espèce est le type du genre *Clogmia;* les soies 11b, 11d et 20b font ici défaut, mais il y a une minuscule soie supplémentaire, 18b, entre la soie 18 et la soie 19; les soies 9 sont éloignées l'une de l'autre; les soies 21, 18, 15 et 20 ne sont plus du tout alignées, la soie 20 étant en arrière de l'oeil. Les genres *Clogmia* Enderlein et *Peripsychoda* Enderlein ensemble forment un groupe de genres et partagent d'importants caractères, dont plusieurs se retrouvent chez les Psychodini. Comme *Clogmia* compte plusieurs espèces qui, au cours de leurs stades immatures, occupent l'habitat dendrolimnique, je donnerai ici une définition plus précise du genre.

Clogmia Enderlein

Imago mâle

Pont oculaire formé de 4 rangées de facettes. Espace interoculaire inférieur à 5 fois le diamètre d'une facette. Scape au plus 2 fois plus long que large; articles du style avec une tige aussi longue ou plus courte que le bulbe; une paire d'ascoïdes digitiformes, qui peuvent être simples, bifides, trifides ou multifides, ou bien foliacés *(Cl. superba* [Banks]) sur chacun des articles du style; il peut y avoir plus de deux ascoïdes par segment *(Cl. volvistyla* [Quate et Quate]); dernier segment antennaire avec une longue tige apicale. Rapport alaire très varié, mais presque toujours inférieur à 2,80; angle médial généralement voisin de 180°; r_5 se termine à l'apex de l'aile. Bande sternale IX étroite (sauf pour *Cl. rothschildi);* gonocoxites toujours courts, épais, écartés l'un de l'autre et dépourvus de prolongement dorso-interne; gonostyles simples et courbés du côté du plan de symétrie; cercopodes avec des rétinacles simples ou ramifiés à leur apex; ces derniers sont rassemblés à l'extrémité du cercopode; un sternapodème transverse très développé; phallapodème déprimé dorso-ventralement, mais toujours étroit et souvent un peu élargi à son extrémité antérieure; aedeagus symétrique chez quelques espèces (*Cl. albipunctata, Cl. superba),* mais asymétrique chez la plûpart d'entre elles.

Imago femelle

Plaque subgénitale avec deux lobes distaux peu accusés et anguleux.

Larve IV

On connaît seulement celles de 3 espèces, représentées toutes trois en Europe. Hypostome à 3 saillies, qui peuvent être pointues (Figs. 25 et 26). Stigmates antérieurs peu saillants. Capsule céphalique, plaques tergales du tronc et plaque siphonale lisses ou avec des tubercules très peu saillants. Lobes paraclypéaux peu développés. Plaques tergales du tronc avec un nombre complet de soies principales et très peu ou pas du tout de soies accessoires. Les soies ventrales du tronc sont toutes indépendantes, mais certaines peuvent être portées individuellement par une petite plaque. Plaque siphonale tronconique, avec un nombre complet de soies principales et peu ou pas du tout de soies accessoires. Des soies latéroanales, mais pas de plaques latéroanales. Plaque préanale de moyenne ou de petite taille.

Type du genre: *Clogmia albipunctata* (Williston), cosmopolite. Les espèces suivantes peuvent être attribuées d'une façon certaine à ce genre: *Cl. rothschildi* (Eaton) et *Cl. tristis* (Meigen), d'Europe, *Cl. superba* (Banks), des Etats-Unis et du Canada, *Cl. coronata* (Duckhouse), d'Afrique du Sud, *Cl. clavicula* (Quate) et *Cl. ramosa* (Quate), de Bornéo, *Cl. poncianicola* (Satchell), d'Australie, et 13 espèces de Nouvelle-Guinée, décrites en 1967 par Quate et Quate et attribuées par ces auteurs au sous-genre *Clogmia* de *Telmatoscopus.*

Psychodinae et le milieu dendrolimnique

L'habitat dendrolimnique constitue un milieu très spécialisé, du fait que son eau renferme diverses substances particulières, que l'on rencontre dans d'autres milieux en beaucoup plus faibles quantités, en particulier des composés phénoliques (tanins), des composés de crésols (particulièrement abondants dans les hêtres) et des acides humiques, et qui ont toutes pour effet d'acidifier le milieu; mais il y a également des sels de potassium, qui agissent en sens inverse, ce qui explique la grande diversité du pH dans les biocénoses dendrolimniques. Toutes ces substances peuvent être considérées comme toxiques et ont un effet selectif vis à vis de la faune; seules les espèces capables de supporter la présence de ces substances en quantités notables sont représentées. En contre partie, les effets de la compétition sont atténués par la limitation du nombre des espèces présentes, ce qui constitue un avantage appréciable pour celles-ci.

Les débris de bois décomposé et les quelques cadavres d'animaux qui se sont noyés permettent, dans l'eau des cavités d'arbres et dans la matière pulvérulente qui les tapisse, le développement de nombreuses bactéries et de filaments mycéliens; les larves de Psychodinae sont precisément bactériophages et peut-être en outre mycétophages; ce sont des »mangeuses de substrat« et elles avalent de très petites particules de bois, qui constituent le support de leur nourriture; ces larves se trouvent toujours sur le pourtour des cavités, à la limite entre l'air et l'eau.

Au cours des 35 dernières années, j'ai recherché systématiquement, en Europe et aux Etats-Unis, des biotopes dendrolimniques; ceux-ci sont très dispersés et passent facilement inaperçus. De sorte qu'au cours de cette longue période j'en ai trouvé un peu moins de 200 au total, qui étaient facilement accessibles; j'ai visité une partie d'entre eux plusieurs fois et à des années d'intervalle. Seulement 34 % de ces biotopes ont renfermé, tout au moins à un moment donné, des larves de Psychodinae.

Espèces dendrolimnobiontes

On peut considérer comme telles, mais seulement d'une façon provisoire, celles que l'on a trouvé jusqu'ici, sous leurs formes immatures, exclusivement dans des biotopes dendrolimniques. Leur présence constatée ultérierement dans des habitats d'autres types pourra nous conduire bien entendu à réviser notre jugement.

Les espèces véritablement dendrolimnobiontes sont forcément sténoèces et en même temps sténotopes. Nous passerons successivement en revue les sept espèces de cette catégorie:

Telmatoscopus advenus (Eaton). Ce Psychodide est sans doute représenté dans une grande partie de l'Europe continentale, mais y est rare, puisqu'aucun spécimen n'y avait été capturé jusqu'ici. Le seul biotope dans lequel j'ai trouvé des larves de *T. advenus,* à vrai dire en abondance, était d'un type bien particulier, car les peupliers et, d'une façon générale, les arbres de la famille des Salicacées, ont une moëlle spongieuse, friable et, de ce fait, perméable.

Telmatoscopus laurencei Freeman. Des larves ont été trouvées dans un seul biotope dendrolimnique, que renfermait un tilleul en Angleterre. L'espèce est connue seulement des Iles Britanniques.

Telmatoscopus dendrophilus Vaillant. Ici encore on ne connaît jusqu'à présent qu'un seul lieu de récolte, à savoir la vaste cavité d'un grand chêne dans le Tennessee aux Etats-Unis (Vaillant, 1983).

Clogmia tristis (Meigen). L'espèce a une vaste répartition en Europe. C'est ce Psychodide qui est de beaucoup le plus répandu, sous forme immature, dans les biotopes dendrolimniques des Alpes, de 220 à 1300 m d'altitude; on trouve des larves fréquemment, et parfois en abondance, dans les hêtres; j'en ai recueilli plusieurs fois dans des tilleuls et des chênes et une seule fois dans un frêne. Lorsqu'une cavité d'arbre contient trop de feuilles mortes détrempées, elle ne renferme jamais de larves de cette espèce.

Clogmia rothschildi (Eaton). Ce Diptère, peu commun, est représenté en Europe occidentale. Des larves ont été trouvées par Jung dans une cavité d'arbre et des imagos ont été obtenus par lui d'élevage.

Threticus jonesi (Quate). L'espèce est connue du nord et de l'est des Etats-Unis. Des spécimens, sous forme immature, ont été trouvés une fois dans une souche de chêne et, à deux autres occasions, dans un biotope dendrolimnique. Les larves de *Thr. jonesi* semblent, lorsque l'on examine les figures très imprécises de Quate, ressembler particulièrement à des larves de *Peripsychoda;* elles sont, comme elles, très allongées et ont une longue plaque siphonale tronconique; elles ne paraissent pas avoir de soies accessoires sur le tronc; comme pour *Peripsychoda aurasica,* les mésotergites et les métatergites abdominaux ont des épines marginales postérieures. Il y a une plaque préanale peu importante, ainsi que des plaques adanales et des plaques latéroanales.

Setomima nitida (Banks). Sa distribution s'étend à une bonne partie des Etats-Unis. A deux reprises des larves ont été trouvées dans un chêne creux. Mais Quate signale l'obtention d'un seul imago (le sexe n'étant pas précisé) sorti de guano de poulet; j'ai essayé à plusieurs reprises et en vain de maintenir en vie des larves de cette espèce dans un tel milieu et reste sceptique concernant cette dernière information; je considèrerai donc provisoirement *S. nitida* comme dendrolimnobionte.

Espèces dendrolimnophiles

Clogmia albipunctata (Williston). Cette espèce est remarquablement euryèce et particulièrement abondante sur son immense territoire; elle est fortement dendrolimnophile. En effet, dans l'est des Etats-Unis, au sud du 37 ème degré de latitude nord, ainsi qu'en Algérie, ce sont les larves de cette espèce que l'on rencontre le plus fréquemment dans les cavités d'arbres contenant de l'eau, mais de nombreuses autres niches écologiques conviennent aux larves de ce Diptère: collections d'eau dans des boîtes de conserve ou dans des pneus d'automobile abandonnés; cette espèce est très nettement sténotope préférencielle; pourtant des larves se développent en nombre dans la vase à la sortie des égoûts de Nice, en France.

Clogmia superba (Banks). Elle semble strictement néarctique et ne s'être pas prêtée, comme *Cl. albipunctata,* à un transport en dehors de son lieu d'origine; elle a une vaste répartition du nord au sud depuis l'Ontario et le Québec au Canada jusqu'à la Louisiane et le Texas au Etats-Unis. Comme pour l'espèce précédente, les larves préfèrent sans doute les biotopes dendrolimniques; on en a en effet trouvé dans 8 arbres, dont 3 chênes; on en a recueilli aussi dans un prurit d'orme; elles s'accomodent cependant de collections d'eau formées, à l'occasion de précipitations, dans divers objets creux.

Il y a, nous l'avons vu, bon nombre d'espèces de *Clogmia* dans les régions équatoriales, en particulier à Bornéo et en Nouvelle-Guinée; il est fort probable que les larves de ces espèces sont toutes dendrolimnophiles ou phytolimnophiles, ou les deux à la fois, et peuvent se développer également dans un sol détrempé, à condition qu'il soit suffisamment riche en humus.

Clytocerus xylophilus Vaillant. Il parait fortement dendrolimnophile, bien qu'il n'ait été signalé, mais avec un grand nombre d'individus, que dans un seul biotope dendrolimnique (Vaillant 1971–1983) de France méridionale; les larves étaient dans la vaste cavité d'un tilleul. L'année suivante et à la même période je suis retourné sur les lieux; je n'ai alors pas trouvé, dans la cavité, une seule larve de *Clytocerus,* mais par contre de très nombreuses *Clogmia tristis,* sous forme immature. *Clytocerus xylophilus* peut se développer également dans la vase, très riche en débris humiques provenant de feuilles de hêtres et de chataigniers, en bordure de sources en sous-bois.

Psychoda alternata Say et *Psychoda cinerea* Banks. Des larves de ces deux espèces, dont l'identité spécifique a été vérifiée par élevage, ont été trouvées rarement et en très petit nombre en compagnie de larves d'espèces dendrolimnobiontes; elles sont très faiblement dendrolimnophiles; certains les qualifieraient même de dendrolimnoxènes; en effet on les trouve presque exclusivement dans des cavités d'arbres morts, le plus souvent des souches, qui contiennent beaucoup de feuilles décomposées; elles sont alors généralement accompagnées de larves de *Ptychoptera* et d'*Eristalis;* les caractères spécialisés de l'habitat dendrolimnique sont ici atténués et le milieu rappelle celui, qualifié de saprophytique, constitué par les amas de végétaux décomposés et maintenus mouillés. Ces deux espèces de *Psychoda* sont cosmopolites, leur dispersion ayant été favorisée par l'homme, mais elles s'accomodent de régions froides et des exemplaires se rencontrent loin au nord du cercle arctique; elles sont l'une et l'autre remarquablement euryèces (Vaillant 1988).

Adaptations à l'habitat dendrolimnique

Elles sont bien entendu à rechercher uniquement chez les espèces dendrolimnobiontes, sous leurs formes immatures. Les larves IV des *Telmatoscopus* ressemblent fort peu à celles des *Clogmia,* mais ces dernières partagent de nombreux caractères avec les larves des *Brunettia,* qui pourtant appartiennent à une autre tribu. Quels caractères communs à toutes ces larves peut-on citer? Tout d'abord la capsule céphalique, les plaques tergales et la plaque siphonale sont lisses ou presque telles; mais ce caractère est présent chez bien d'autres espèces de Psychodinae, qui occupent des niches écologiques fort différentes de celle considérée ici. Le seul caractère commun et vraiment original concerne la forme de l'hypostome; celui-ci ne possède que 3 saillies, pointues ou émoussées. S'agit-il d'un caractère adaptatif, du au fait que les larves évoluent dans un milieu très meuble et prélèvent leur nourriture devant elles? Mais d'autres habitats aquatiques offrent le même avantage. Quelles autres larves de Psychodinae présentent ce caractère? Uniquement celles des *Peripsychoda,* qui vivent dans la vase noirâtre, riche en particules humiques, en bordure d'étangs, de sources ou de cours d'eau lents; leur habitat s'apparente singulièrement à celui des arbres creux, avec des caractères d'ordre chimique plus atténués et avec une plus grande instabilité du milieu. Rien d'étonnant donc à ce que les larves de *Threticus jonesi* rappellent beaucoup celles des *Peripsychoda,* puisque les unes et les autres exploitent des milieux presque semblables. Les larves des autres espèces de *Threticus* ont des habitats bien différents, étant crénophiles ou crénobiontes et vivant en eau courante sur les pierres et parmi les feuilles détrempées en bordure de sources; ces larves sont beau coup plus trapues que celle de *Thr. jonesi* et sont dépourvues de plaques latéroanales. En fait *Peripsychoda* et *Threticus* sont proches d'un point de vue taxonomique, bien que les antennes des imagos soient très différentes; les larves des espèces de ces deux genres ont, comme celles des *Phyllotelmatoscopus,* des lobes jugaux très développés, caractère que l'on ne retrouve chez aucun autre genre de Psychodinae.

Concernant les adaptations à l'habitat dendrolimnique, on peut faire une constatation importante: Les espèces dendrolimnobiontes des régions tempérées, comme *Telmatoscopus advenus, T. dendrophilus, Clogmia tristis* et *Brunettia nitida,* ont un cycle long, dépassant toujours trois mois et pouvant en dépasser neuf, lorsque les larves passent l'hiver; par contre le cycle d'espèces dendrolimnophiles, comme *Clogmia albipunctata,* peut être en été inférieur à trois semaines.

Une autre remarque s'impose, basée uniquement sur mes propres observations et qui n'a donc peut-être pas une portée générale: Quelquefois des larves de deux espèces dendrolimnophiles de Psychodinae cohabitent, mais pas celles d'une espèce fortement dendrolimnophile et celles d'une autre qui est dendrolimnobionte. Et jamais des représentants de deux espèces dendrolimnobiontes ne se trouvent ensemble, sous forme immature, dans un même biotope. Toutefois il peut se produire une occupation successive des mêmes lieux par des individus de deux espèces l'une et l'autre propres à l'habitat dendrolimnique.

Origine des Psychodinae des arbres creux

L'étude des larves néonates des Psychodinae (Vaillant 1982a) semble montrer que certains Pericomini des genres *Ulomyia* Walker et *Satchelliella* Vaillant comptent parmi les plus primitifs d'entre eux et que l'espèce souche des Psychodinae devait avoir plusieurs caractères présents encore chez ces *Ulomyia* et chez ces *Satchelliella*, ceci aussi bien pour les imagos mâles que pour les larves des différents stades. Les Psychodinae de ces deux genres sont presque tous crénophiles ou font partie de la faune ripicole des eaux courantes, tout comme les *Panimerus;* sans être euryèces, ils ont un habitat relativement peu spécialisé et ils sont tous eurytopes. Les *Panimerus*, à l'état d'imagos mâles, partagent bon nombre de caractères avec les *Ulomyia* et avec les *Satchelliella*, bien que les antennes des premiers soient d'un type déjà évolué et diversifié, alors que celles des secondes sont d'un type remarquablement simple et presque uniforme; les larves IV, et surtout les larves III, des trois genres partagent beaucoup plus de caractères encore; toutes ont un hypostome (Figs. 24 et 31) pourvu de nombreuses dents situées dans un même plan, les dents latérales étant toutefois, chez certaines espèces, dans un plan plus dorsal. Il est très probable que les *Panimerus* appartiennent à une lignée qui s'est détachée de celle commune aux *Ulomyia* et aux *Satchelliella*.

Les *Telmatoscopus* ont acquis, à l'état larvaire, un habitat des plus particuliers et sont devenus sténotopes; ceci les a conduits, au cours de leur évolution, à une spécialisation larvaire, qui a peu modifié les caractères de leur tronc, mais a transformé ceux de leurs pièces buccales et en particulier ceux de leur hypostome (Fig. 20); les *Telmatoscopus* auraient formé une lignée, tout d'abord commune avec celle des *Panimerus*, puis qui se serait détachée de celle-ci et se serait individualisée.

Les *Clogmia*, les *Peripsychoda*, les *Phyllotelmatoscopus* (Vaillant 1982b) et les *Threticus* présentent certains caractères communs et, parmi eux, ce sont les *Phyllotelmatoscopus* qui se rapprochent le plus des *Ulomyia* et des *Satchelliella;* eux aussi sont crénophiles. Une lignée phylétique se serait détachée de celle conduisant aux *Ulomyia* et aux *Satchelliella* et aurait amené vers une espèce peu différenciée et ayant des caractères proches de ceux des *Phyllotelmatoscopus* actuels; toutefois cette espèce aurait conservé des antennes d'un type primitif, avec 2 ascoïdes simples par article du flagellum; sa larve IV n'aurait pas eu de soies accessoires sur le tronc et son hypostome aurait été trilobé, avec une seule rangée de nombreuses dents; cette espèce aurait été à l'origine des *Phyllotelmatoscopus* actuels, plus spécialisés vis-à-vis du domaine lotique. L'espèce peu différenciée aurait été, également et par une voie différente de la première, à l'origine des *Peripsychoda* et des *Clogmia*, dont les premières auraient colonisé un habitat lénitique, ou presque tel, et d'un type voisin de l'habitat dendrolimnique, et dont les secondes auraient occupé tout d'abord exclusivement l'habitat des cavités d'arbres, certaines espèces ayant par la suite élargi leurs exigences écologiques. La forme caractèristique de l'hypostome, avec trois saillies (Figs. 25 et 26) aurait été acquise à partir du type „*Phyllotelmatoscopus*" et par réduction du nombre des dents. Une lignée distincte, issue toujours de l'espèce indifférenciée ou d'une forme voisine, aurait conduit vers les *Threticus*, dont beaucoup de caractères de l'imago mâle sont apomorphes; la plûpart des espèces de ce genre se seraient maintenues dans le domaine lotique et leurs larves auraient subi un raccourcissement de leur corps; une ou plusieurs espèces par contre auraient conservé des caractères de l'espèce indifférenciée et adopté l'habitat dendrolimnique.

Setomima fait partie d'une tribu distincte de celle des Telmatoscopini et on possède très peu de documents concernant ces Diptères sous leurs formes immatures. Certaines espèces de Setomimini ont conservé à l'état imaginal des antennes d'un type primitif, de sorte que les origines de la tribu sont à rechercher parmi les Pericomini. Les larves de *Setomima* ont de nombreux caractères plésiomorphes et rappellent beaucoup celles des *Clogmia*. Il est fort possible que le phylum ayant conduit aux Setomimini actuels ait emprunté au départ la même voie que celle dans laquelle se sont engagés les *Phyllotelmatoscopus*.

En conclusion, les Psychodinae propres aux cavités d'arbres remplies d'eau appartiennent à des espèces qui se répartissent entre quatre genres seulement, dont deux comprennent la plûpart de celles-

ci. Ces Psychodinae proviendraient de trois lignées issues d'un rameau commun; ce dernier aurait eu pour origine une espèce appartenant aux Pericomini primitifs; les trois lignées auraient évolué ensuite de façon indépendante, en occupant, au cours de leurs stades immatures, divers habitats lotiques; chacune des trois lignées aurait produit des espèces sténoèces et en même temps sténotopes; la formation de celles-ci se serait accompagnée d'une spécialisation de l'appareil buccal larvaire. La forme de l'hypostome, commune aux *Telmatoscopus*, aux *Clogmia* et aux *Brunettia*, résulterait d'un phénomène de convergence.

References

Duckhouse, D. A. 1962. Some British Psychodidae (Diptera, Nematocera): descriptions of species and a discussion of the problem of species pairs. – Trans. R. ent. Soc. Lond. **114**(13): 403–436

–– 1978. Non-phlebotomine Psychodidae (Diptera, Nematocera) of southern Africa II. Subfamily Psychodinae: *Neoarisemus* and the brunettoid and telmatoscopoid genera. – Ann. Natal Mus. **23**(2): 305–357

Eaton, A. E. 1896. Supplement to a Synopsis of British Psychodidae. – Ent. mon. Mag. **7:** 70–76, 127–131

Freeman, P. 1950. Handbooks for the Identification of British Insects **9**(2) Diptera Nematocera: 77–96

Jung, H. F. 1956. Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der europäischen Psychodiden (Diptera). – Dt. Ent. Z. **3:** 97–257

Keilin, D. 1927. Fauna of a horse-chestnut tree *(Aesculus hyppocastanum).* Dipterous larvae and their parasites. – Parasitology **19**(4): 368–374

–– 1932. On the water reservoir of a horse-chestnut tree. – Parasitology **24**(2): 280–282, pl. XIII

Mayer, K. 1938. Zur Kenntnis der Buchenhöhlenfauna. – Archiv f. Hydrobiol. **33:** 388–400

Mirouse, R. & F. Vaillant 1960. Les *Telmatoscopus* des arbres creux (Diptères Psychodidae). – L'Entomologiste **16**(1–2): 7–16

Quate, L. W. 1955. A revision of the Psychodidae (Diptera) in America north of Mexico. – Univ. California publ. Entomol. **10**(3): 103–273

–– 1962. A taxonomic study of Borneo Psychodinae (Diptera: Psychodidae). – Pac. Ins. **4**(1): 1–75

Quate, L. W. & S. H. Quate 1967. A monograph of Papuan Psychodidae, including *Phlebotomus* (Diptera). – Pac. Ins. **15:** 1–216

Satchell, G. H. 1953. The Australian Psychodidae (Diptera), Part I. – Austral. J. Zool. **1**(3): 357–418

Vaillant, F. 1971–1983. Psychodidae Psychodinae, in Lindner, E. ed.: Die Fliegen der palaearkt. Region, **9d:** 1–310, pl. I–CV

–– 1982a. Les larves de *Psychoda cinerea* Banks et la classification des Psychodidae Psychodinae (Diptera). – Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble: 219–229

–– 1982b. Quelques considérations sur la classification des Psychodidae Psychodinae (Diptera). – Bull. Soc. ent. Fr. **87:** 292–301

–– 1983. Some Nearctic Psychodidae Psychodinae of the tribe Telmatoscopini (Diptera). – Ann. Soc. ent. Fr. (N. S.) **19**(1): 117–125.

–– 1988. Les Diptères Psychodidae des champignons et des cadavres, et description de deux espèces nouvelles de *Psychoda* Latreille. – Bull. Soc. ent. Fr. **92**(7–8): 251–263